

CT 750058

LES LIGNÉES HYBRIDES ISSUES DU CROISEMENT ENTRE *Gossypium hirsutum* L. ET *G. barbadense* L.

VI. — Le contrôle génétique de sept caractères quantitatifs

par

J. SCHWENDIMAN et P.L. LEFORT *

RÉSUMÉ

Sept caractères quantitatifs : hauteur, nombre de capsules, seed-index, rendement en fibre, longueur, micronaire et résistance de la fibre, ont été analysés selon la méthode d'HAYMAN, à la suite de croisements dialléles, poursuivis jusqu'à la génération F_2 et effectués à partir de huit lignées hybrides stables.

Par rapport aux hypothèses du modèle, les déviations constatées sont dues à la présence :

- d'allélisme multiple pour tous les caractères où un test a offert la possibilité de le détecter,
- de liaisons entre les gènes qui interviennent dans l'hérédité d'un caractère, exception faite du seed-index. Ces liaisons consistent dans la majorité des cas en un groupement de gènes à effets identiques,
- de relations épistatiques très intenses chez trois caractères : seed-index, rendement en fibre et longueur. Les parents qui montrent des relations épistatiques significatives, sont les plus aptes à donner une descendance où celles-ci sont présentes, quoique généralement de signe inverse par rapport aux déviations parentales.

Compte tenu des défauts d'hypothèses constatés et de la complexité du fonctionnement génétique des caractéristiques, l'interprétation des résultats a été faite à l'aide de deux méthodes complémentaires, l'une graphique et l'autre statistique. On a donné pour chaque caractère une synthèse de son contrôle génétique, qui indique l'héritabilité, les facteurs de déviations, le degré moyen de dominance et le sens de celle-ci, une estimation, évidemment imparfaite, du nombre de gènes en cause, la répartition dans la population parentale des allèles dominants et récessifs, les génotypes les moins courants.

La discussion porte sur la sensibilité du test $Wn - Vn$ à détecter la conformité avec le modèle théorique, et sur l'importance dans notre matériel des facteurs de déviations (allélisme multiple, linkage, épistasie) comparé à ce que l'on connaît déjà par la littérature.

Elle se termine par une confrontation entre les résultats de divers croisements dialléles généralement effectués à partir de variétés de *G. hirsutum*, et nos propres observations.

Il apparaît que dans le matériel présentement analysé, matériel dérivant quant à lui d'une hybridation interspécifique, les phénomènes de dominance et aussi les relations épistatiques propres à certains caractères, prennent ici une importance accrue. Le contrôle génétique des caractères, lui aussi différent, confirme que ces lignées hybrides ont un comportement rappelant surtout le contexte interspécifique.

La littérature traitant du cotonnier fait état d'un certain nombre d'études visant à déterminer le comportement héréditaire des principaux caractères qui intéressent le sélectionneur. La plupart de ces travaux concernent toutefois des croisements interspécifiques, généralement à l'intérieur de l'espèce *Gossypium hirsutum*. On tend maintenant à utiliser plus fréquemment l'hybridation interspécifique, soit

pour augmenter la variabilité des variétés commerciales, soit pour leur transférer des facteurs de résistance aux insectes ou encore des caractères technologiques particuliers.

L'utilisation rationnelle de ce dernier type de croisements implique l'acquisition d'une connaissance plus approfondie des modalités de contrôle génétique des caractères soumis à la sélection. Une première analyse d'un matériel hybride découlant du croisement entre les espèces cultivées *G. hirsutum* et

* Laboratoire de Cytogénétique, I.R.C.T., B.P. n° 604, Bouaké (Côte d'Ivoire).

G. barbadense a été faite (SCHWENDIMAN et LEFORT, 1974). Cette investigation est ici poursuivie par l'utilisation de la méthode préconisée par HAYMAN (1954,

1957, 1958 et 1960) et se terminera par la comparaison des résultats obtenus jusqu'à présent, tant par hybridation intra- qu'interspécifique.

LE MATÉRIEL ET SA CONFORMITÉ AU MODÈLE

Les huit lignées hybrides ayant servi de base à l'expérimentation ont été précédemment décrites (SCHWENDIMAN, 1974). Elles ont toutes été croisées entre elles, à l'exclusion des croisements réciproques, d'où 23 F₁, dont l'autofécondation a donné les 23 F₂ correspondantes.

Sur le terrain, le dispositif statistique utilisé était constitué par 4 blocs type Fisher, chacun d'eux comportant les huit parents, les 23 F₁ et les 23 F₂. Chaque parcelle élémentaire comprenait 25 plantes, dont 15 ont été finalement retenues pour l'analyse, après élimination des bordures, des plants anormaux, etc., puis par tirage au sort. Nous avons tenu compte des valeurs individuelles pour l'exécution des calculs effectués sur l'ordinateur IBM 1130 du BNETD à Abidjan, à partir d'un programme établi par nous-mêmes. Nous étudierons la hauteur des plantes, le nombre de capsules, le seed-index, le rendement en fibre, la longueur, le micronaire et la ténacité.

Pour que la méthode d'analyse puisse être considérée comme valide, un certain nombre de conditions que nous allons examiner doivent être simultanément remplies.

1. Hypothèses concernant le matériel

a) Ségrégation diploïde

Malgré leur nature amphidiploïde, *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense* ségrégent néanmoins comme de véritables diploïdes (KIMBER, 1961; ENDRIZZI, 1962). Dans le contexte interspécifique, il n'est toutefois pas rare d'observer, pour certains gènes qualitatifs tel R, de pigmentation anthocyanique du pétale, la présence en F₂ de ségrégations anormales, caractérisées notamment par un excès de phénotypes récessifs.

b) Pas de différences entre croisements réciproques

La littérature ne fait pratiquement pas état, chez le cotonnier, de différences notables entre croisements réciproques. Par mesure de précaution, chaque parent a néanmoins été utilisé comme femelle dans la moitié des croisements le concernant, et comme mâle dans l'autre moitié.

c) Parents homozygotes

Les huit parents utilisés ont été autofécondés durant un préalable minimum de 6 générations. On peut ainsi raisonnablement présumer de leur homozygotie et, de fait, nous avons jusqu'alors toujours constaté une parfaite conformité phénotypique entre descendants et parents d'origine respectifs. Dans le domaine de la génétique des populations, l'une des

observations les plus significatives de ces dernières années, concerne la subsistance d'un résidu important d'hétérozygotie, dans les populations naturelles ou expérimentales même soumises à un nombre élevé d'autofécondations (ALLARD *et al.*, 1963; PANDEY, 1974). Dans la mesure du possible, nous nous sommes efforcés d'utiliser une seule plante pour assurer la descendance de la lignée.

2. Hypothèses concernant la méthode

a) Absence d'allélisme multiple

Du fait de l'origine interspécifique de notre matériel, il est plausible de supposer l'existence d'allèles multiples à certains loci. Couplée avec la présence d'interactions non alléliques, cette hypothèse peut toutefois être testée sous certaines conditions.

b) Distribution indépendante des gènes chez les parents

Le matériel examiné ici n'ayant pratiquement pas subi de pression de sélection en ce qui concerne les caractères quantitatifs analysés, on peut, *a priori*, supposer une certaine indépendance des gènes. Il faut pourtant signaler que l'examen de ségrégations portant sur des caractères qualitatifs conduit fréquemment à l'hypothèse de pseudo-linkages entre gènes, bien connus chez les parents *G. hirsutum* ou *G. barbadense* pour être situés sur des chromosomes différents. L'absence de corrélation peut être testée dans certains cas examinés plus loin.

c) Absence de relations épistatiques

C'est l'hypothèse qui fait le plus fréquemment défaut. On peut examiner sa validité par un test χ^2 , sous réserve de disposer des générations F₁ et F₂.

3. Les tests d'hypothèses concernant le modèle

La validité des conditions concernant plus spécialement la méthode d'analyse peut être examinée par l'invariance de la quantité $W_1 - V_1$ (HAYMAN, 1954).

JINKS (1954) a montré que ce test est parfois inefficace pour la détection de l'épistasie. Mais l'analyse de la variance des déviations entre statistiques observées et théoriques du second degré permet de confirmer le test précédent.

Lorsque le χ^2 d'épistasie n'est pas significatif (alors que l'analyse $W_1 - V_1$ l'est), on peut dans un premier temps déterminer la présence ou non d'allélisme multiple. Puis, en l'absence à la fois d'épistasie et d'allélisme multiple, l'indépendance des gènes et l'hétérozygotie des parents peuvent être examinées.

En présence d'épistasie significative, les deux derniers tests cités sont inopérants. Par contre, il est alors possible de calculer les déviations épistatiques chez les parents et leurs hybrides.

4. Les composantes génétiques et leurs dérivés

L'estimation, par la méthode des moindres carrés, des composantes génétiques est encore possible pour les caractères, même lorsque les hypothèses de départ ne sont que partiellement respectées. Toutefois, il est évident que ces estimations sont alors moins valables et que les quantités que nous considérerons plus loin vont subir des « biais » dont nous discuterons.

a) Les composantes de la variance génétique s'interprètent ainsi :

D = composante due aux effets additifs des gènes.

H_1 = composante de la variation provenant des effets non additifs. Elle représente la moyenne des H_{1i} relatifs à chacun des parents, ces dernières valeurs permettant de connaître le type de corrélation génique si elle est présente : dans le cas d'association (gènes à effets identiques en excès chez le parent i), les valeurs maximales de H_{1i} correspondent aux parents les plus dominants ou les plus récessifs, les valeurs minimales aux parents possédant un mélange de gènes dominants et récessifs ; dans le cas de dispersion, c'est évidemment l'inverse.

H_2 = composante de la variation due aux effets non additifs, après correction, pour l'éventualité d'une corrélation entre gènes. Elle représente la moyenne des H_{2i} de chaque parent et est identique à la valeur H_1 si la distribution des gènes est symétrique. Les valeurs les plus fortes de H_{2i} appartiennent aux génotypes rares, les plus faibles aux génotypes communs.

F = composante représentant la covariance entre effets additifs et non additifs. C'est la moyenne des F_i , dont les valeurs les plus élevées représentent les parents les plus dominants, et les valeurs les plus faibles les parents les plus récessifs. Si aucun des gènes ne montre d'effets dus à la dominance, ou bien si les allèles positifs et négatifs se trouvent également répartis chez les parents, $F = 0$. Dans le cas d'un excès d'allèles dominants, F sera évidemment positif, et réciproquement. Mais en présence d'effets inégaux de dominance, les valeurs de F sont pondérées vers les gènes exprimant la dominance la plus forte.

h = composante représentant les effets dus à la dominance, considérée pour l'ensemble des loci hétérozygotes.

Les tests de signification de ces composantes génétiques estimées ont été obtenus par l'utilisation d'erreurs standard empiriques calculées à partir des répétitions (NELDER, 1953).

b) De ces composantes génétiques, on peut exprimer certaines quantités :

$d = \sqrt{\frac{H_1}{D}}$ donne une estimation pondérée du degré moyen de dominance de chaque locus. Cette évaluation ne peut se faire que si la composante D est significative. Même dans ce cas, sa validité est fortement controversée : la présence d'épistasie tantôt augmente, tantôt diminue ce rapport (HAYMAN, 1957).

JANA (1972) a établi que la méthode des moindres carrés diminue, de manière parfois considérable, la variance due à la dominance, ainsi que celle correspondant aux effets épistatiques d'ailleurs, même dans le cas où très peu de loci interviennent sur le caractère considéré. CRUMPACKER et ALLARD (1962) ont montré que ce rapport est pondéré en faveur des gènes équitablement répartis chez les parents, mais aussi en faveur des gènes ou groupes de gènes corrélés et d'effets importants. Par contre, l'allélisme multiple et les corrélations géniques ne jouent pas dans l'estimation du degré moyen de dominance, que l'on peut aussi exprimer

$$\text{par } d' = \frac{V_{r_1} - E}{W_{r_1} - \frac{E}{n}}$$

$H_1 - H_2$ indique une éventuelle asymétrie de distribution des allèles, si l'asymétrie n'est ni faible, ni extrême. En présence de dominance, si la différence $H_1 - H_2$ n'est pas significative, les allèles positifs sont présents en proportion égale chez les parents ($u = v$). Si $H_1 > H_2$, on a alors $u \neq v$ (voir ci-dessous).

$H_2/4H_1 = u \times v$ représente la fréquence moyenne des allèles positifs par rapport aux allèles négatifs, ce uniquement pour les loci montrant de la dominance. Sa valeur maximale atteint 0,25 lorsque $u = v = 0,5$. Cette estimation n'est pratiquement pas perturbée par l'épistasie (JANA et SEYFFERT, 1972), mais elle subit une pondération selon la répartition des allèles chez les parents (CRUMPACKER et ALLARD, 1962).

$K_D = \frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$ exprime le rapport du nombre de gènes dominants au nombre de gènes récessifs pour l'ensemble des parents.

$h^2 = \frac{h^2}{H_2}$ est une estimation du nombre de gènes agissant sur le caractère et exprimant de la dominance. Le signe positif de h indique la présence d'une majorité de dominants, et inversement. À moins que les effets de dominance des gènes ne soient égaux en importance et en direction, et que la distribution des gènes chez les parents soit indépendante, ce rapport ne peut qu'être sous-estimé.

Lorsque les valeurs de k sont très faibles (< 1 par exemple), on peut supposer qu'un ou deux gènes fortement dominants expliquent cette disparité avec la réalité (CRUMPACKER et ALLARD, 1962).

$$\frac{1}{4} D \left/ \frac{1}{4} (D + H_1 - F_1) + E \right.$$

$$\text{et } \frac{1}{4} D \left/ \frac{1}{4} D + \frac{1}{16} H_1 - \frac{1}{8} F + E \right.$$

représentent l'héritabilité en F_1 et en F_2 .

Dans le cas d'un caractère faiblement héritable, ALLARD (1956, a et b) estime que l'efficacité de l'analyse diallèle est sujette à caution.

Enfin, le fait de disposer de l'analyse individuelle de 15 plantes par parcelle élémentaire a permis de tester l'éventualité d'une liaison entre gènes agissant sur un même caractère. Ce test s'effectue à partir des variances F_2 , calculées pour chaque croisement sur chacune des répétitions.

c) Un certain nombre de corrélations fournissant des renseignements utiles à l'interprétation peuvent être calculées à partir de la valeur phénotypique y_r du parent r , et des paramètres statistiques ou composantes génétiques.

$(Wr_1 + Vr_1)$, y_r et $(Wr_2 + Vr_2)$, y_r indiquent le sens de la dominance en F_1 et F_2 .

Le coefficient de corrélation en F_1 s'interprète ainsi: lorsqu'il n'est pas significativement différent de -1 , les gènes dominants augmentent la valeur phénotypique du caractère: s'il est proche de $+1$, ce sont les gènes récessifs qui agissent dans ce sens; s'il est proche de 0 , parmi les dominants par exemple, il y en a autant à effet positif qu'à effet négatif.

Wr_1 , Vr_1 et Wr_2 , Vr_2 permettent de situer graphiquement chacun des parents en fonction de leurs proportions respectives de gènes dominants ou récessifs. La position de la droite de régression en F_1 indique le degré moyen de dominance. L'intersection de cette droite avec la parabole $Wr_1^2 = V_1 Vr_1$ permet le calcul théorique des parents possédant tous les dominants ou tous les récessifs.

Fr , y_r donne le sens de la dominance pour l'ensemble $F_1 + F_2$.

Hr_2 , y_r indique la fréquence des allèles positifs ou négatifs. Si la corrélation est négative, les allèles positifs sont chez les parents plus communs que les négatifs, et inversement.

Hr_2 , Fr une corrélation positive implique que les allèles rares sont les allèles dominants, et inversement.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. L'épistasie

Le tout premier test de conformité au modèle théorique concerne l'analyse de variance de la quantité $Wr_1 - Vr_1$. Celle-ci, avec celle de la génération F_2 ($Wr_2 - Vr_2$) est donnée sur le tableau 1.

En F_1 , quatre caractères: nombre de capsules, ren-

dement en fibre, longueur et micronaire, ne respectent pas les conditions du modèle. L'analyse de la variance des paramètres statistiques, donnée sur le tableau 2 et, plus spécialement celle propre aux déviations entre statistiques observées et théoriques, vient confirmer le résultat précédent en ce qui concerne les quatre caractères cités.

Tableau 1. — Les analyses de la variance $Wr - Vr$ pour les générations F_1 et F_2 .

Caractères	$Wr_1 - Vr_1$			$Wr_2 - Vr_2$		
	Déviation	Blocs	Résidu	Déviation	Blocs	Résidu
Degrés de liberté	7	3	21	7	3	21
Hauteur	2,795	5,492	2,733	1,213	3,044	1,742
Nombre de capsules	2,299*	11,040**	0,874	0,200	1,571**	0,153
Seed-index	0,048	0,179	0,065	0,102*	0,117*	0,031
Rendement-fibre	1,799**	22,75*	1,17	2,89*	15,36**	3,10
Longueur	7,352**	6,373**	0,983	1,426	3,184*	0,724
Micronaire	355,54**	1 439,34**	92,59	1 295,06**	193,04**	247,34
Ténacité	79,58	957,79**	92,49	286,02	333,33	199,30

Tableau 2. — Analyses de la variance des paramètres statistiques du second degré.

Caractères	Déviation entre observés-théoriques	Composantes génétiques	Interaction \times allélisme multiple	Interaction \times allélisme multiple \times hétérozygotie parentale \times corrélation génique
Degrés de liberté	53	18	46	7
Hauteur	1,237**	75,705**	1,360**	0,428
Nombre de capsules	0,254**	8,636**	0,257**	0,232*
Seed-index	0,115**	5,437**	0,132**	0,008
Rendement-fibre	17,186**	1 465,0**	19,712**	0,713*
Longueur	5,617**	582,2**	6,346**	0,823**
Micronaire	922,19**	126 062,5**	1 049,8**	83,6**
Ténacité	488,4**	30 491,0**	558,8**	25,9

Tableau 3. — Les tests χ^2 d'épistasie.

Caractères	Bloc I	Bloc II	Bloc III	Bloc IV	Σ des 4 blocs	Epistasie	Hétéro-généité
Degrés de liberté	28	28	28	28	112	28	84
Hauteur	9,09	7,92	7,68	4,53	29,22	12,42	16,80
Nombre de capsules	6,18	8,16	10,96	10,97	36,27	19,93	16,34
Seed-index	104,51**	82,73**	80,46**	111,72**	379,42	263,83**	115,59**
Rendement-fibre	136,97**	130,01**	194,56**	149,20**	610,74	429,09**	181,65**
Longueur	114,58**	105,20**	98,06**	98,59**	416,43	294,57**	121,86**
Micronaire	15,27	11,72	7,02	9,63	43,63	32,31	11,34
Ténacité	6,72	8,98	4,27	6,31	30,28	15,99	14,29

Le tableau 3 donne les niveaux de signification du test χ^2 d'épistasie effectué sur les 7 caractères analysés.

Trois caractères : seed-index, rendement en fibre et longueur, révèlent la présence d'épistasie, confirmée par l'analyse individuelle du χ^2 propre à chacun des quatre blocs, bien que ceux-ci soient fortement hétérogènes.

Si, pour les deux derniers caractères cités, la série de tests indique sans ambiguïté la présence de relations épistatiques, celles-ci dans le cas du seed-index ne sont pas décelées par le test $W_{ri} - V_{ri}$.

Nous avons là un exemple de l'impuissance, signalée par JINKS (1954), de ce dernier test dans certains cas particuliers. Les χ^2 d'épistasie pour le caractère seed-index atteignent des valeurs telles que l'on puisse sans risque admettre l'existence d'interactions non alléliques.

De fait, ceci se confirme par l'examen du tableau 4 sur lequel sont portées toutes les déviations épistatiques qui ont été reconnues statistiquement.

Concernant le seed-index, pratiquement tous les parents montrent des déviations épistatiques dues aux effets additif \times additif, la plupart d'entre elles de nature positive. Mais quel que soit le sens de l'épistasie, on constate une inversion de signe entre les parents et les croisements où ils interviennent : ceci, particulièrement net pour HB 59 (parent 3) et HB 63 (parent 4), l'est aussi dans le cas des croisements basés sur la présence d'HB 68 (parent 8) avec de très fortes déviations ou d'HB 66. Par contre, HB 58, qui est ici le seul parent non épistatique, n'intervient pratiquement pas dans les croisements qui en découlent.

Pour le caractère rendement en fibre, on remarque que les parents HB 57, HB 58 (non épistatiques) ne sont pas impliqués dans les croisements montrant des déviations significatives. A l'inverse, HB 64, HB 66 et surtout HB 68 sont toujours présents dans les croisements fortement épistatiques et de signe négatif.

La longueur confirme les observations précédentes. On y remarque, contrairement au rendement-fibre,

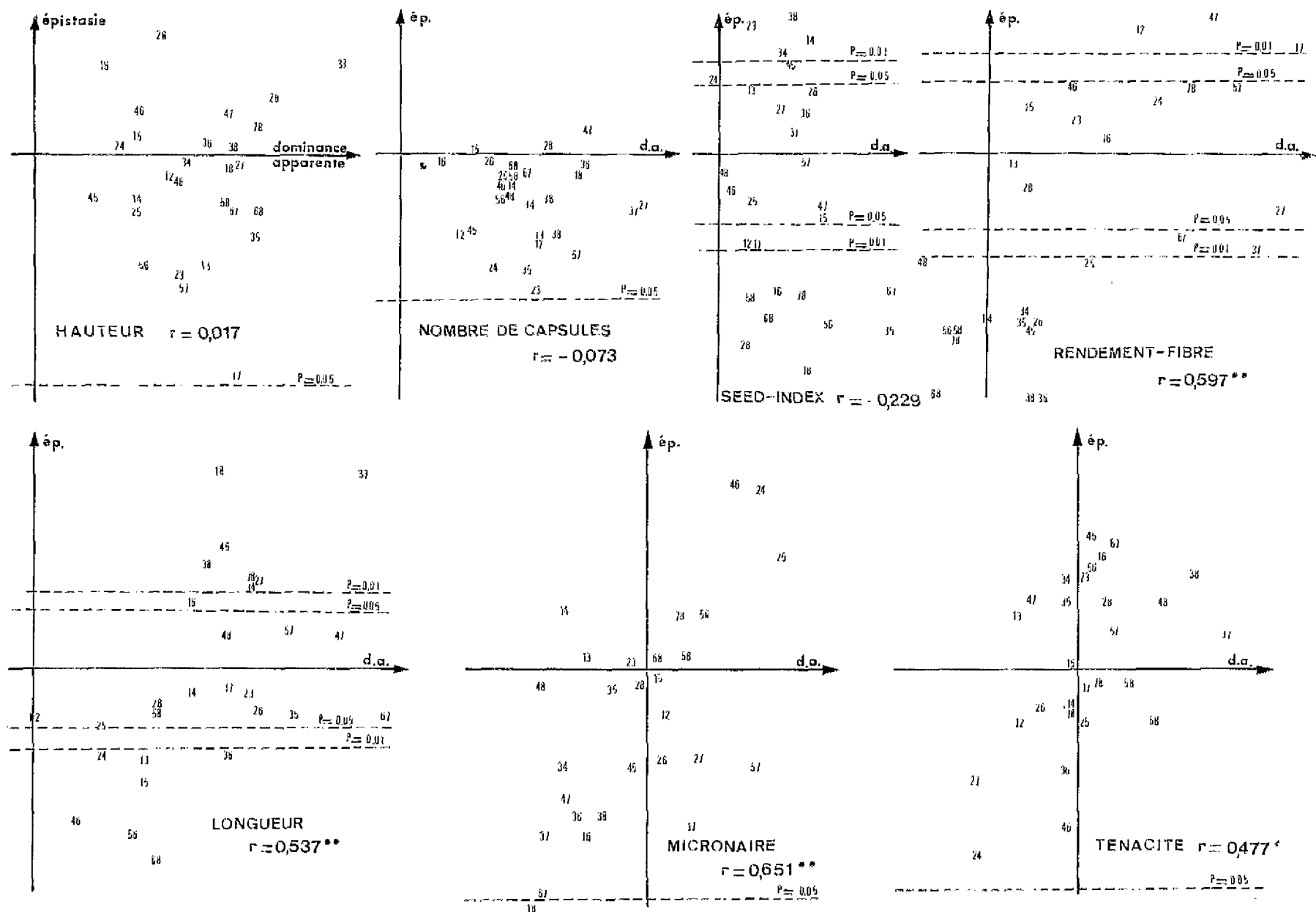


Fig. 1. -- Représentation graphique, pour sept caractères quantitatifs, de l'épistatie en fonction de la dominance apparente.

Tableau 4. — Les déviations épistatiques significatives pour les parents et les croisements^a.

	Parents		Croisements	
	Positives	Négatives	Positives	Négatives
Hauteur				
Nombre de capsules	3,2,5,7			
Seed-index	8,6,5,1,7	3,4	38,23,14,34,45,24	18,28,35,56,67,78,58,67,16,17,18
Rendement-fibre	3,6,8,5,4		47,12,17	36,68,38,18,58,56,45,26,35,14,34, 25,48,37,67
Longueur	6,5,2	7,8	18,37,45,38,78,27,16	68,56,46,15,13,24,36
Micronaire	7,1			18
Ténacité				

^a Les déviations épistatiques sont données par ordre décroissant. Pour des raisons de commodité, les chiffres suivants ont été attribués à chaque parent : 1 = HB 57 ; 2 = HB 58 ; 3 = HB 59 ; 4 = HB 63 ; 5 = HB 64 ; 6 = HB 66 ; 7 = HB 67 ; 8 = HB 68.

qu'il y a à peu près autant de déviations positives que négatives. Les parents qui entrent en jeu le plus fréquemment sont HB 66, puis HB 68 et HB 67.

De ces observations, trois conclusions peuvent être extraites :

- 1) L'épistasie est, en premier lieu, propre à certains caractères.
- 2) Les parents eux-mêmes épistatiques sont les plus aptes à donner des croisements manifestant des interactions non alléliques. Dans le cas présent, ceci est particulièrement évident avec les parents HB 68 et HB 66, dont on remarque l'intervention dans les trois caractères considérés.
- 3) En présence d'épistasie parentale positive (qui est ici la majorité des cas), les déviations dans les croisements seront essentiellement négatives, et vice-versa.

Nous avons représenté graphiquement sur la figure 1 l'épistasie en fonction de la dominance apparente. Dans les quadrans où épistasie et dominance apparente sont de signes contraires, on trouvera les croisements dits complémentaires, tandis que lorsque épistasie et dominance apparente sont de même signe, les croisements appartiennent au type dupliqué.

Il existe pour quatre caractères (dont deux sont caractérisés par la présence d'épistasie) une relation positive entre l'épistasie et la dominance apparente.

En dehors du nombre de capsules, où l'appartenance de la majorité des croisements au type complémentaire est évidente, les situations rencontrées se révèlent confuses : c'est notamment le cas du micronaire et de la ténacité, où les croisements sont à peu près équitablement répartis dans les quadrans. Pour les trois caractères épistatiques, seed-index et rende-

ment en fibre montrent une majorité de types complémentaires, ces derniers étant en nombres à peu près équivalents aux types dupliqués pour le caractère et la longueur.

2. Hérité des caractères

L'analyse du fonctionnement génétique des caractères peut être faite selon deux voies complémentaires : la première consiste en une analyse graphique, la seconde à interpréter les composantes génétiques, les quantités et les corrélations qui en dérivent.

a) Quatre graphiques sont particulièrement intéressants à examiner :

— Le graphe W_{R_1} en fonction de V_{R_1} fournit un test de la présence de dominance ($b \neq 0$ et coefficient de corrélation W_{R_1} , V_{R_1} significatif) et du degré moyen de celle-ci (signe de a), où b représente la pente de la droite de régression et a son intersection avec l'axe des ordonnées. La pente de la droite ne diffère pas de 1 si les hypothèses du modèle sont respectées. La droite peut être tangente à la parabole (pas de dominance), située au-dessus de la première bissectrice (dominance partielle), confondue avec cette bissectrice (dominance stricte) ou encore en dessous de la bissectrice (superdominance). La position des parents le long de la droite de régression dépend de leurs proportions respectives en allèles dominants et récessifs : les génotypes les plus dominants seront proches de l'origine, les plus récessifs se situant dans la région des fortes valeurs de W_{R_1} et de V_{R_1} . Les points d'intersection de la droite de régression avec la parabole ($W_{R_1} = \text{variance des parents} \times V_{R_1}$) donnent une idée des génotypes théoriques possédant l'un tous les dominants, l'autre tous les récessifs, c'est-à-dire des limites théoriques d'une sélection dans le matériel.

— Le caractère est moyennement héritable, la part additive de la variance phénotypique étant toutefois hautement significative.

	Hauteur	Nombre de capsules	Seed-index	RF	Longueur	Micro-naire	Ténacité
Effets additifs D	5,695**	0,417	1,070**	9,777**	21,017**	190,940**	106,340**
Effets non additifs H ₁	9,832**	7,152**	1,282**	25,223**	18,328**	36,85	22,90
Effets non additifs corrigés H ₂	8,881**	3,729**	1,167**	13,545**	16,198**	91,83**	12,29
Covariance additif x non additif F	3,112	0,686	- 1,009	- 0,141	9,504*	- 155,120**	- 35,38
Degré de dominance d = $\sqrt{H_1/D}$	1,31	4,14	1,09	1,61	0,93	0,44	0,46
Dominance d' = $\frac{Vr_1 - E}{Wr_1 - \frac{E}{n}}$	1,33	4,38	1,04	1,91	0,89	0,66	0,59
Asymétrie des allèles H ₁ —H ₂	0,95	1,423	0,115	11,678*	2,129	- 54,98	10,60
Fréquence des allèles u x v	0,225	0,200	0,228	0,134	0,220	0,623	0,134
Rapport dominants/réces. K ₀ / K _R	1,52	1,49	0,40	0,99	1,64	0,039	0,472
Nombre de gènes k	3,71	4,12	1,20	0,47	2,69	0,05	1,34
Héritabilité en F ₂	0,34	0,040	0,24	0,25	0,65	0,45	0,54
Héritabilité en F ₃	0,45	0,11	0,25	0,36	0,76	0,53	0,52
Corr. (Wr ₁ + Vr ₁), yr	- 0,817*	- 0,504	- 0,476	+ 0,091	- 0,819*	+ 0,339	- 0,107
Corr. (Wr ₂ + Vr ₂), yr	- 0,731*	- 0,467	- 0,430	+ 0,670	- 0,668	+ 0,579	- 0,920**
Corr. Fr, yr	+ 0,866**	+ 0,519	+ 0,712*	- 0,412	+ 0,783*	- 0,449	+ 0,720*
Corr. Hr ₂ , yr	- 0,787*	- 0,343	- 0,034	+ 0,093	- 0,765*	+ 0,617	+ 0,226
Corr. Hr ₂ , Fr	- 0,894**	- 0,938**	- 0,274	+ 0,366	- 0,901**	- 0,158	+ 0,599
Test du linkage	432,72**	110,65**	1,833	33,486**	22,818**	2 910,24**	1 135,35**

b) Contrôle génétique du nombre de capsules

Les résultats détaillés ci-dessous proviennent de l'examen de la figure 3 et des tableaux 1, 2 et 5.

— Le test $W_{r1} - V_{r1}$ et l'analyse des déviations entre paramètres du second degré montrent tous deux que le modèle théorique n'est pas ici respecté. Globalement, il n'existe pas pour ce caractère d'effets épistatiques, mais on note la présence d'allélisme multiple et aussi d'une liaison significative entre les gènes qui gouvernent le nombre de capsules portées par les plantes.

— Le degré moyen de superdominance, trouvé ici supérieur à 4, paraît particulièrement fort ; en l'absence d'additivité, il représente une estimation vraisemblablement éloignée de la réalité. La dominance tend à aller vers des plantes porteuses de nombreuses capsules, mais n'est pas unidirectionnelle, car le coefficient de corrélation ($W_{r1} + V_{r1}$, yr), égal à $-0,504$, n'est pas significatif. Il le devient, par contre ($r = -0,871^{**}$) si l'on supprime les lignées HB 67 et HB 58, puis HB 59 ($r = -0,965^{***}$) dont on voit que les phénotypes ne correspondent pas à l'excès de gènes récessifs qu'ils possèdent. Remarquons qu'il s'agit là de trois parents présentant des relations épistatiques significatives (tableau 4), mais celles-ci disparaissent dans leur descendance. On pourrait n'attribuer qu'à la seule dominance les phénomènes hétérotiques de la F_1 , mais on sait que ces derniers sont encore amplifiés par suppression des barrières de stérilité qui existent dans ce matériel hybride (SCHWENDIMAN, 1974 b et c).

— Les gènes dominants sont légèrement en excès dans la population parentale, les allèles les plus rares étant ici les récessifs.

— Un nombre assez élevé de facteurs semble en cause. Une estimation précise est impossible, mais une dizaine de gènes ou groupes de gènes paraît être un chiffre approchant la réalité.

— L'héritabilité du caractère est pratiquement nulle.

c) Contrôle génétique du seed-index

L'analyse du caractère a été faite à partir de la figure 4 et des tableaux 1, 2 et 5.

— Le non-respect du modèle se traduit ici par des déviations significatives entre paramètres observés et théoriques, déviations évidemment attribuées à l'épistasie. Nous avons là un exemple de l'inefficacité, soulignée par JINKS (1954), du test $W_{r1} - V_{r1}$ à détecter dans certains cas la présence de relations épistatiques.

— La droite de régression W_{r1} , V_{r1} est pratiquement confondue avec la bissectrice, indiquant un cas typique de dominance stricte (degré moyen calculé égal à 1,09 et 1,04). Celle-ci s'exerce vers les valeurs fortes du seed-index, mais les corrélations $W_r + V_r$, yr ne sont significatives ni en F_1 , ni en F_2 . Deux lignées

parentales, HB 63 surtout et HB 59 à un degré moindre, perturbent l'analyse : chez la première, le phénotype faible n'est pas en accord avec sa proportion de gènes dominants, le phénomène inverse étant, lui, constaté avec la seconde lignée citée. L'hétérosis observé pour la génération F_1 est dans la plupart des cas dû à un cumul des actions de dominance et d'épistasie.

— Cette dernière est un important facteur du système génétique. Presque tous les parents montrent des relations épistatiques (de type additif \times additif, positives ou négatives), et il en va de même pour la majorité des croisements. Considérée globalement, l'épistasie tantôt augmente, tantôt diminue les valeurs phénotypiques.

— On note chez les parents environ trois fois plus d'allèles récessifs que de dominants. En conséquence, les lignées montrant les plus forts degrés de dominance sont des génotypes relativement rares et possédant des valeurs élevées du seed-index.

— Peu de facteurs semblent être en jeu, et ils seraient indépendants. Par l'accumulation des gènes dominants, il devrait être possible d'améliorer d'une manière considérable ce caractère.

— L'héritabilité est faible, une majeure partie de la variabilité phénotypique n'est pas de nature additive (ou additive \times additive).

d) Contrôle génétique du rendement en fibre

Les résultats sont issus de la figure 5 et des tableaux 1, 2 et 5.

— L'épistasie est évidemment le facteur principal de non-conformité avec le modèle théorique. Il s'y ajoute une liaison significative entre les gènes qui interviennent sur le caractère, dont l'analyse sera très délicate et, par là même, fortement sujette à caution.

— La situation de la droite de régression sur le graphe W_{r1} , V_{r1} est particulièrement aberrante. Bien que suggérant l'idée d'une superdominance, son intersection avec l'axe W_{r1} se situe nettement au-dessus du point 0, du fait d'une pente très différente de 1. Les perturbations entraînées par la présence de l'épistasie sont telles qu'il n'a pas été possible de trouver un sous-diallèle qui en soit dépourvu. En génération F_1 , une situation moins confuse apparaît, le caractère semblant effectivement gouverné par la superdominance, avec une forte proportion de gènes dominants chez HB 67 et de gènes récessifs chez HB 59. Toutefois, cette superdominance n'exerce pas son action dans une direction unique : de fait, l'examen du niveau des F_1 montre que celles-ci peuvent être tantôt supérieures au meilleur parent, tantôt inférieures au parent le plus faible (SCHWENDIMAN et LEFORT, 1974). Cette dernière modalité de comportement rappelle ce que l'on sait du rendement en fibre dans les F_1 du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, où le caractère montre généralement un véritable hétérosis négatif (MARANT, 1963).

— Les relations épistatiques, nous l'avons vu, jouent un rôle important. Si elles améliorent les valeurs phénotypiques de la majorité des parents (relations $a \times a$ de signe positif), elles dépriment, par contre, plus de la moitié des croisements (relations $a \times d$ et $d \times d$ de signe négatif).

— Allèles positifs et allèles négatifs sont présents en égale quantité dans le groupe parental, les allèles dominants pouvant agir en sens contraire. Aucune des corrélations n'est significative, ce qui, entre autre, peut traduire l'absence de génotypes hors du commun. Signalons toutefois le cas très spécial de la lignée HB 67, tous les croisements effectués à partir de ce parent montrant en F_1 un véritable hétérosis.

— Le nombre de facteurs agissant sur le caractère, trouvé ici inférieur à 1 ($k = 0.47$), ne peut qu'être largement sous-estimé, d'une part, à cause d'effets de dominance allant en sens contraire, d'autre part, par une distribution non indépendante des gènes chez les parents. Un tel résultat peut aussi être dû à la présence d'un ou deux gènes fortement dominants.

— L'hérabilité, faible en F_1 , devient un peu meilleure en F_2 .

e) Contrôle génétique de la longueur de la fibre

On trouvera les éléments nécessaires à l'interprétation sur la figure 6 et les tableaux 1, 2 et 5.

— Le caractère s'écarte du modèle par la présence d'effets épistatiques et d'une liaison génique mise en évidence par l'analyse des variances F_2 .

— La position de la droite de régression W_{r1} , V_{r1} indique une dominance partielle, très proche de la dominance stricte ($d = 0.93$; $d' = 0.89$). Malgré le non-respect des hypothèses, la pente de cette droite ($b = 0.851 \pm 0.099$) n'est pas différente de 1; il est vrai que la précision de ce test, effectué à partir de huit couples, est forcément inférieure à celle du test W_{r1} — V_{r1} . La dominance s'exerce vers les fibres longues, le génotype théorique qui posséderait tous les allèles dominants atteindrait 37,65 mm (le meilleur parent, ici HB 64, mesure 33,30 mm). Trois lignées, HB 67, HB 68 et HB 59, montrent d'importants écarts avec la droite théorique sur le graphe W_{r1} , V_{r1} .

— Les relations épistatiques sont un important facteur de la variation. Elles vont jouer tantôt positivement, tantôt négativement sur le caractère, mais, pour l'ensemble des croisements, elles tendent à augmenter les valeurs F_1 et à déprimer les F_2 . L'hétérosis en F_1 est dû à l'action conjuguée de la dominance et de l'épistasie.

— Le signe positif du paramètre F indique un excès d'allèles positifs pour l'ensemble des parents: en moyenne, trois dominants pour deux récessifs. Une exception, la lignée HB 67, presque totalement récessive, et qui représente vraisemblablement un génotype rarissime.

— L'essentiel de la variation serait dû à un petit nombre de gènes ($k = 2.69$), très dominants et d'effet important. Cette estimation paraît faible, compte tenu de la présence d'un parent tel HB 67. La dominance est unidirectionnelle, les variations constatées par le croisement de phénotypes proches pourraient s'expliquer par l'existence de nombreux gènes à effet mineur ou encore par le bouleversement des relations épistatiques.

— La forte hérabilité du caractère montre que l'additivité est prédominante.

f) Contrôle génétique du micronaire

Les résultats concernant l'hérédité de ce caractère sont tirés des figures 7 et 8, d'une part, et des tableaux 1, 2 et 5, d'autre part.

— Le test W_{r1} — V_{r1} montre qu'au moins une des hypothèses du modèle n'est pas remplie. Le rôle de l'épistasie est ici négligeable, en dehors du parent HB 57, mais surtout de la lignée HB 67 où sont effectivement présentes des relations épistatiques du type additif \times additif. En conséquence, les déviations constatées peuvent être attribuées à l'allélisme multiple. Un sous-diallele conforme aux hypothèses (test W_{r1} — V_{r1} non significatif) peut être obtenu par suppression des croisements effectués à partir de la lignée HB 63 (fig. 8).

— Le coefficient de corrélation W_{r1} , V_{r1} ($r = +0.966^{**}$) indique la présence de dominance, dominance partielle d'après la position de la droite de régression, dont la pente n'est pas différente de 1 (malgré la signification du test W_{r1} — V_{r1}). L'absence de corrélation entre $W_{r1} + V_{r1}$ et les valeurs phénotypiques y_r indiquent une hérédité complexe du caractère, un même phénotype étant, en fait, obtenu à partir de structures génétiques différentes. HB 63, riche en gènes dominants, possède un faible micronaire, tandis qu'à l'inverse, HB 67, essentiellement récessif, réalise un phénotype extrêmement fort: ces deux exemples amènent à penser que la dominance s'exerce vers les faibles valeurs du caractère. Ceci expliquerait que les croisements F_1 soient généralement inférieurs aux parents moyens correspondants. La dominance n'est pas unidirectionnelle, un ou deux gènes fortement dominants pouvant contrarier par leur seule présence l'accumulation des gènes récessifs. L'absence de tels gènes dominants chez HB 67, en plus de relations épistatiques favorables, pourrait expliquer que cette lignée réalise un micronaire aussi exceptionnel.

— Dans la population parentale, les gènes récessifs semblent très largement en excès par rapport aux gènes dominants (rapport de 25 pour 1 en théorie). Les deux génotypes (HB 67 et HB 57) tranchant des autres combinaisons sont les seuls où l'épistasie a été décelée.

— Très peu de facteurs exprimant de la dominance entrent en jeu: dans notre hypothèse, un ou deux gènes seulement, mais dont les effets tendraient à une diminution importante du micronaire.

— L'additivité prenant en charge la majeure partie de la variation, le caractère, en conséquence, est hautement héritable.

g) Contrôle génétique de la ténacité de la fibre

L'analyse du caractère provient des figures 9 et 10 et de l'examen des tableaux 1, 2 et 5.

— Le test $W_r - V_r$ n'est significatif ni en F_1 , ni en F_2 . Il existe toutefois une différence significative entre paramètres statistiques observés et théoriques, que l'on peut en partie attribuer à l'allélisme multiple, en l'absence d'épistasie. La distribution des gènes n'est pas aléatoire, le linkage ayant été décelé par l'analyse des variances F_2 .

— Le caractère est sous l'influence de la dominance partielle. La pente de la droite de régression W_r, V_r est égale à 1, ce qui est en accord avec la non-signification du test $W_r - V_r$. Le graphique W_r est bien discriminant et permet de reconnaître deux groupes de lignées parentales. C'est à partir de la génération F_2 seulement (fig. 10) qu'il a été permis de dire que la dominance, unidirectionnelle, s'exerce

vers les fortes valeurs de résistance de la fibre. Pour l'ensemble des croisements, les valeurs de résistance tant en F_1 qu'en F_2 sont équivalentes à la moyenne des parents.

— Dans la population parentale, on trouve une majorité d'allèles récessifs (en théorie, deux pour un allèle dominant, mais deux des quatre blocs considérés donnent une proportion égale). Les génotypes relativement plus riches en gènes dominants, à fibre plus tenace, sont en conséquence les moins communs dans la population.

— Peu de facteurs montrant de la dominance entrent en jeu ($k = 1,34$), ce qui, compte tenu de la dominance partielle observée, pourrait traduire la présence de quelques gènes seulement à dominance accusée. La liaison significative qui existe entre gènes dominants, d'une part, gènes récessifs, d'autre part (corrélation génique dite associative), amène à penser que l'accumulation de gènes dominants en vue d'améliorer le caractère puisse présenter certaines difficultés pour rompre ce type de corrélation.

— L'absence de dominance confère au caractère une forte héritabilité.

DISCUSSION

L'un des principaux tests de conformité au modèle théorique s'effectue à l'aide de la quantité $W_r - V_r$. Il se pose toutefois la question de sa sensibilité; nous avons en effet plusieurs exemples où il s'est révélé inapte à déceler certaines situations anormales: présence d'allélisme multiple et de linkage pour les caractères hauteur et ténacité, présence d'épistasie globale et de nombreuses déviations individuelles pour seed-index (dans ce dernier cas, il faut remarquer que la droite de régression W_r, V_r ne présente pas la distorsion attendue). Il convient donc d'afficher une certaine prudence vis-à-vis de l'efficacité de ce test dont la non-signification ne semble pas impliquer automatiquement un total respect des hypothèses de départ. Par contre, l'analyse des déviations entre les paramètres statistiques observés et théoriques s'est montrée nettement plus performante, mais ce dernier type d'analyse implique évidemment une somme de calculs nettement plus considérable.

Parmi les principaux facteurs de non-conformité, l'allélisme multiple s'est révélé être présent chaque fois qu'il a pu être testé, c'est-à-dire en l'absence de relations épistatiques. Déjà, WHITE (1966) pour le rendement en fibre, AL-RAWI et KOHEL (1969) pour le rendement en fibre et le seed-index, BAKER et VERHALEN (1973) pour le rendement en fibre, la longueur et la ténacité, avaient décelé la présence d'allélisme multiple. Dans notre matériel, cette situation découle vraisemblablement en grande partie de l'origine interspécifique des lignées parentales.

En dehors du seed-index, il a été possible de mettre en évidence l'existence d'un linkage entre les gènes intervenant dans l'hérédité des autres caractères. La

présence effective de linkage a été testée par l'analyse des variances propres à chaque F_2 , analyse dont la littérature n'a pas jusqu'à présent donné d'exemples concrets. Les gènes de chaque caractère sont généralement sous la forme dite associative, c'est-à-dire d'un groupement de gènes d'effets identiques; un seul cas inverse, dit de dispersion, a été constaté pour le micronaire. Dans l'optique d'un programme visant à l'amélioration du matériel, il est évident que ces liaisons vont, en fonction de leur intensité, constituer un frein plus ou moins efficace à la recombinaison, donc à l'obtention d'un produit cumulant le maximum de facteurs favorables.

L'épistasie, si elle paraît n'avoir qu'une importance minime pour certains caractères, constitue chez d'autres un important facteur de variation. Pour le seed-index et la longueur, les relations épistatiques sont un élément de l'hétérosis constaté dans les F_1 . Par contre, la direction d'action de ces relations est nettement moins définie dans le cas du rendement en fibre, où l'on a observé que les situations rencontrées dépendent essentiellement du croisement considéré, aucune prévision quant au niveau probable des F_1 ne pouvant être obtenue a priori. De la revue de la littérature concernant les caractères que nous avons analysés, on constate que l'épistasie est un phénomène relativement rare. Elle n'a été mise en évidence, pour des croisements entre variétés appartenant à l'espèce *G. hirsutum*, que pour le seed-index (WHITE, 1966), la hauteur, le nombre de capsules et la ténacité (AL-RAWI et KOHEL, 1969 et 1970), sans qu'il soit fait état de déviations épistatiques individuelles significatives dans les croisements. LEFORT et SCHWENDIMAN (1974) ont obtenu un résultat assez

similaire à partir d'un matériel dérivant d'hybridation interspécifique (*G. hirsutum* × *G. arboreum* × *G. rainondii*), quoique fortement marqué par un certain nombre de croisements de retour par *G. hirsutum*: présence d'épistasie globale pour tous les caractères analysés ici, sauf le seed-index, mais pratiquement seul le rendement en fibre a montré quelques cas de réelles déviations épistatiques dans les croisements. Ici, dans un matériel dont tout le comportement rappelle étroitement l'origine interspécifique (SCHWENDIMAN et LEFORT, 1974), il existe effectivement des relations épistatiques pour trois

des caractères considérés: le seed-index, le rendement en fibre et la longueur. Au fur et à mesure que s'éloignent les génotypes confrontés, on a l'impression que pour certains caractères, les relations épistatiques prennent une importance de plus en plus grande. Il pourrait en aller de même avec les relations de dominance, plus forte lorsque les allèles confrontés sont d'origine spécifique différente.

Nous avons porté sur le tableau 6 un bilan des résultats obtenus par divers auteurs, à partir d'analyses diallèles, en ce qui concerne l'hérédité des caractères que nous avons analysés précédemment.

Tableau 6. — Récapitulatif des résultats obtenus par analyse de croisements diallèles concernant certains caractères quantitatifs chez le cotonnier.

Paramètres Caractères	Additivité D	Dominance H ₁	Degré moyen de dominance (H ₁) 1/2 (D)	Nombre de facteurs	Héritabilité en F ₂	Références
Hauteur	**	**	0,81	5,12	0,37	Al-Rawi et Kohel, 1969. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	**	0,92	0,12	0,45	
	**	**	1,31	3,71	0,34	
Nombre de capsules ...	*	N.S.	0,79	3,76	—	White et Kohel, 1964. Al-Rawi et Kohel, 1969. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	N.S.	—	—	—	
	*	**	2,20	0,29	0,11	
	**	**	4,14	4,12	0,04	
Seed-index	N.S.	N.S.	—	—	—	White, 1966. Al-Rawi et Kohel, 1969. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	**	—	—	—	
	**	**	1,97	1,39	0,14	
	**	**	1,09	1,20	0,24	
Rendement fibre	*	N.S.	—	—	—	White, 1966. Al-Rawi et Kohel, 1969. Verhalen et al., 1971. Baker et Verhalen, 1973. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	N.S.	—	—	—	
	*	N.S.	1,07	4,93	0,36	
	**	**	1,01	1,93	0,57	
	*	**	1,41	0,25	0,31	
	**	N.S.	0,51	0,02	0,57	
	**	**	1,61	0,47	0,25	
Longueur	N.S.	N.S.	0,58	5,54	0,61	Verhalen et Murray, 1969. Al-Rawi et Kohel, 1970. Baker et Verhalen, 1973. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	**	0,77	1,60	0,56	
	**	*	0,84	1,66	0,45	
	*	*	1,07	1,52	0,51	
	**	**	1,34	1,52	0,24	
	**	**	0,93	2,69	0,63	
Micronaire	N.S.	*	1,25	0,64	0,25	Verhalen et Murray, 1969. Al-Rawi et Kohel, 1970. Baker et Verhalen, 1973. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	**	1,08	1,40	0,03	
	*	*	0,69	1,25	0,66	
	**	**	1,05	0,31	0,41	
	**	*	0,77	0,12	0,52	
	**	N.S.	0,44	0,03	0,45	
Ténacité T ₁ 1/8" " " " " Pressley "	*	*	0,74	0,19	0,58	Verhalen et Murray, 1969. Al-Rawi et Kohel, 1970. Baker et Verhalen, 1973. Lefort et Schwendiman, 1974. Auteurs, 1975.
	**	**	0,80	1,60	0,56	
	**	**	1,27	0,18	0,35	
	**	**	0,37	0,38	0,60	
	**	*	0,88	0,10	0,59	
	**	N.S.	0,46	0,34	0,54	

N.S., * et ** correspondent respectivement à non significatif et significatif à $P = 0,05$ et $P = 0,01$.

Pour la hauteur des plantes, la présence constante d'additivité et de dominance paraît établie; dans les croisements entre génotypes issus d'hybridations interspécifiques, les relations de dominance sont plus accusées. Un nombre assez élevé de facteurs gouverneraient le caractère, dont l'héritabilité se situe vers 0,40.

Dans les croisements intra-*hirsutum*, il n'a pas été établi de dominance pour le nombre de capsules. Par contre, celle-ci est extrêmement forte lorsque l'on considère un matériel dérivant de croisements d'espèces. De fait, on sait que dans ce dernier cas, l'hétérosis véritable souvent observé pour le rendement global de la plante en coton-graine provient d'un nombre plus élevé de petites capsules, tandis que chez les cotonniers de type Upland, l'hétérosis, lorsqu'il existe, résulte essentiellement d'un accroissement du poids des capsules et non pas de leur nombre (MARANI, 1963). Ainsi, dans le domaine interspécifique, on arrive à une héritabilité pratiquement nulle du caractère.

La dominance est partielle pour le seed-index dans les croisements entre variétés de *G. hirsutum*. Des relations de superdominance sont, par contre, présentes lorsque les génotypes confrontés sont plus éloignés. En conséquence, l'héritabilité du caractère est plutôt médiocre dans ce dernier cas, un petit nombre de gènes interviendraient.

L'interprétation du comportement du rendement en fibre est délicate. Dans un certain nombre de cas, il n'existe pas de dominance significative, l'additivité ne l'étant même parfois qu'au seuil de $P = 0,05$. Lorsque des relations de dominance et même parfois de superdominance s'établissent, les effets des gènes ne sont généralement pas unidirectionnels. Dans les croisements intraspécifiques, on constate que les F_1 sont le plus souvent supérieures au parent moyen, tandis que dans le cadre interspécifique, il n'est pas rare de trouver des F_1 inférieures au parent dont le rendement en fibre est le plus faible. Le caractère possède une héritabilité assez bonne.

Additivité et dominance coexistent pour la longueur de fibre. Une certaine homogénéité dans les divers résultats obtenus peut être observée pour ce caractère: dominance partielle à stricte, entre 2 et 6 facteurs gouvernant un caractère fortement héritable.

Si l'additivité est presque toujours présente pour le micronaire, la dominance, par contre, n'est quelquefois significative qu'à $P = 0,05$. Dans les croisements entre cotonniers de l'espèce *G. hirsutum*, le micronaire est très légèrement superdominant, mais il semble que l'on passe à une dominance partielle lorsque l'on analyse des croisements effectués à partir de dérivés interspécifiques. Les auteurs s'accordent à attribuer le contrôle génétique du caractère à un petit nombre de gènes, caractère dont l'héritabilité est élevée.

Additivité et dominance coexistent généralement pour la ténacité de la fibre. La dominance est le plus souvent partielle, parfois même absente dans le cas du matériel que nous avons analysé. La résistance de la fibre est hautement héritable, un petit nombre de gènes d'effets importants seraient en jeu.

En conclusion, il apparaît que le contrôle génétique des caractères quantitatifs est assez différent selon que l'on analyse des résultats en provenance de croisements intra- ou interspécifiques. Dans ce dernier cas, il semble que pour la plupart des caractères considérés, il s'établisse entre allèles d'origine différente des relations de dominance plus intenses, intensification peut-être en relation avec l'existence d'allélisme multiple. Le croisement diallèle étudié ici donne donc des résultats assez différents de ceux obtenus par d'autres auteurs à partir de variétés appartenant à *G. hirsutum*. Il se confirme qu'entre les lignées en provenance du croisement *G. hirsutum* \times *G. barbadense*, il existe des différences au moins aussi importantes que celles que l'on peut trouver entre les deux parents d'origine: facteurs de stérilité, relations hétérotiques et épistatiques accusées, fonctionnement génétique différent des caractéristiques.

ANNEXES

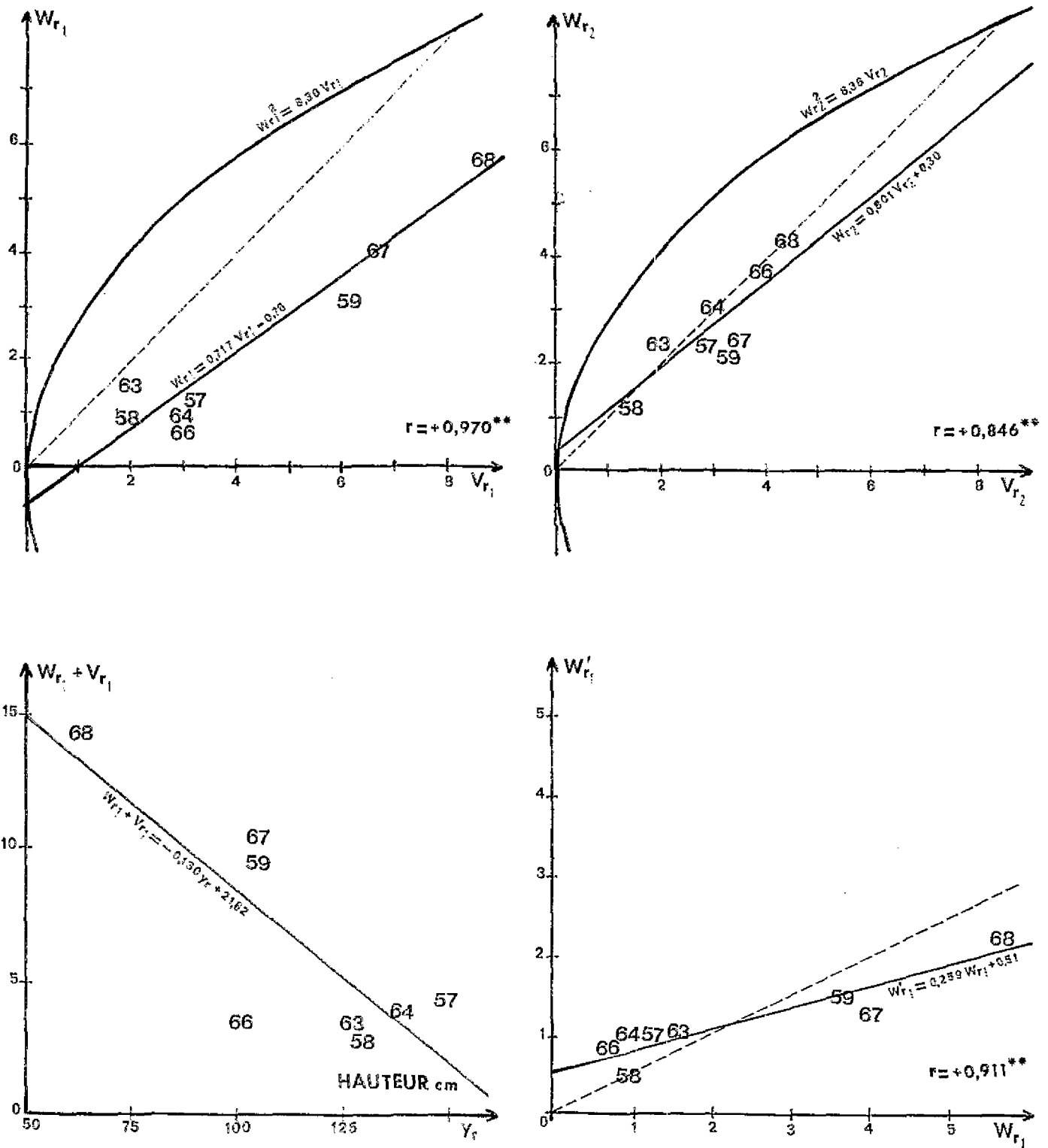


Fig. 2. — Analyse graphique du caractère hauteur des plantes.

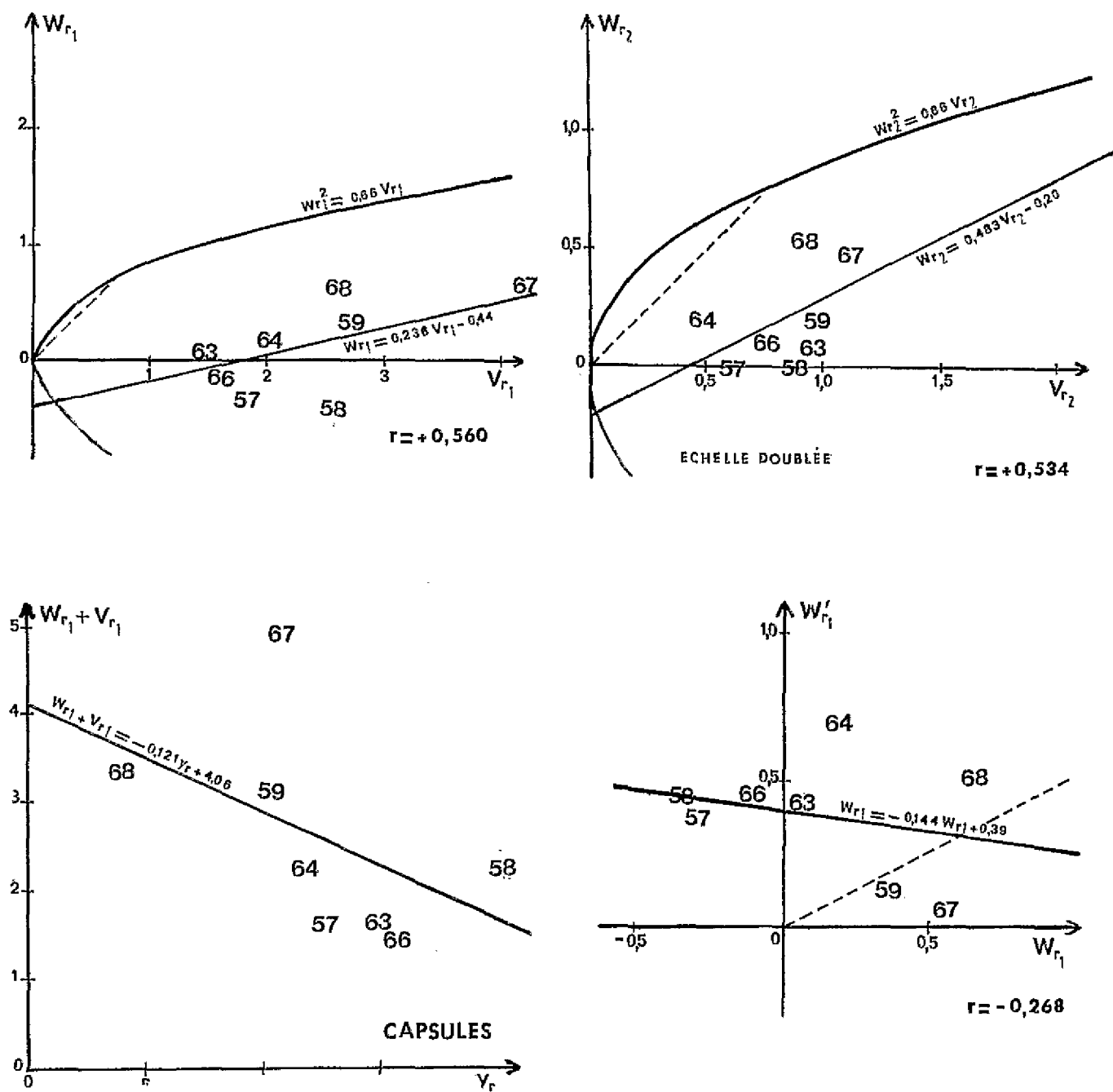


Fig. 3. — Analyse graphique du caractère nombre de capsules.

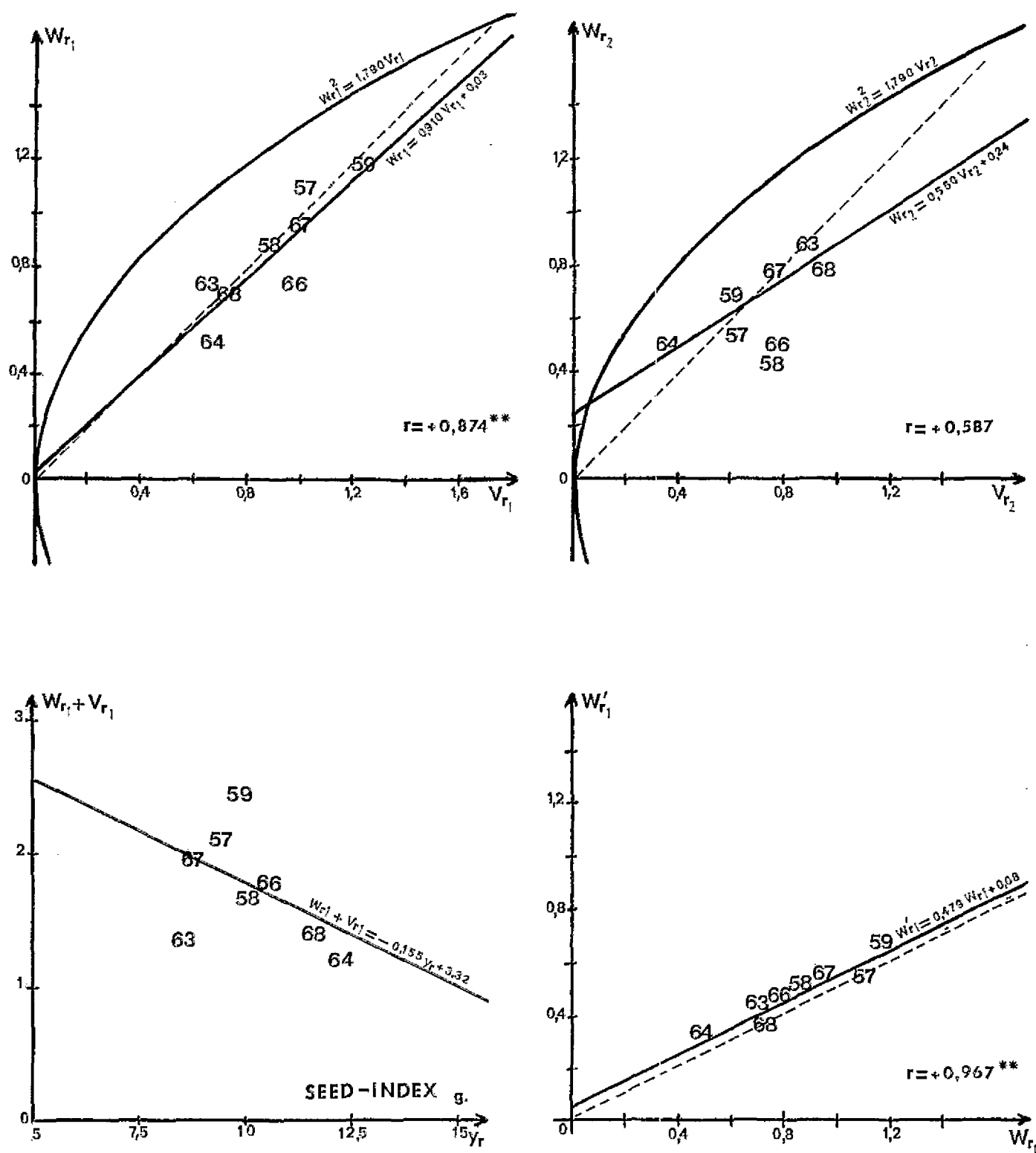


Fig. 4. — Analyse graphique du caractère seed-index.

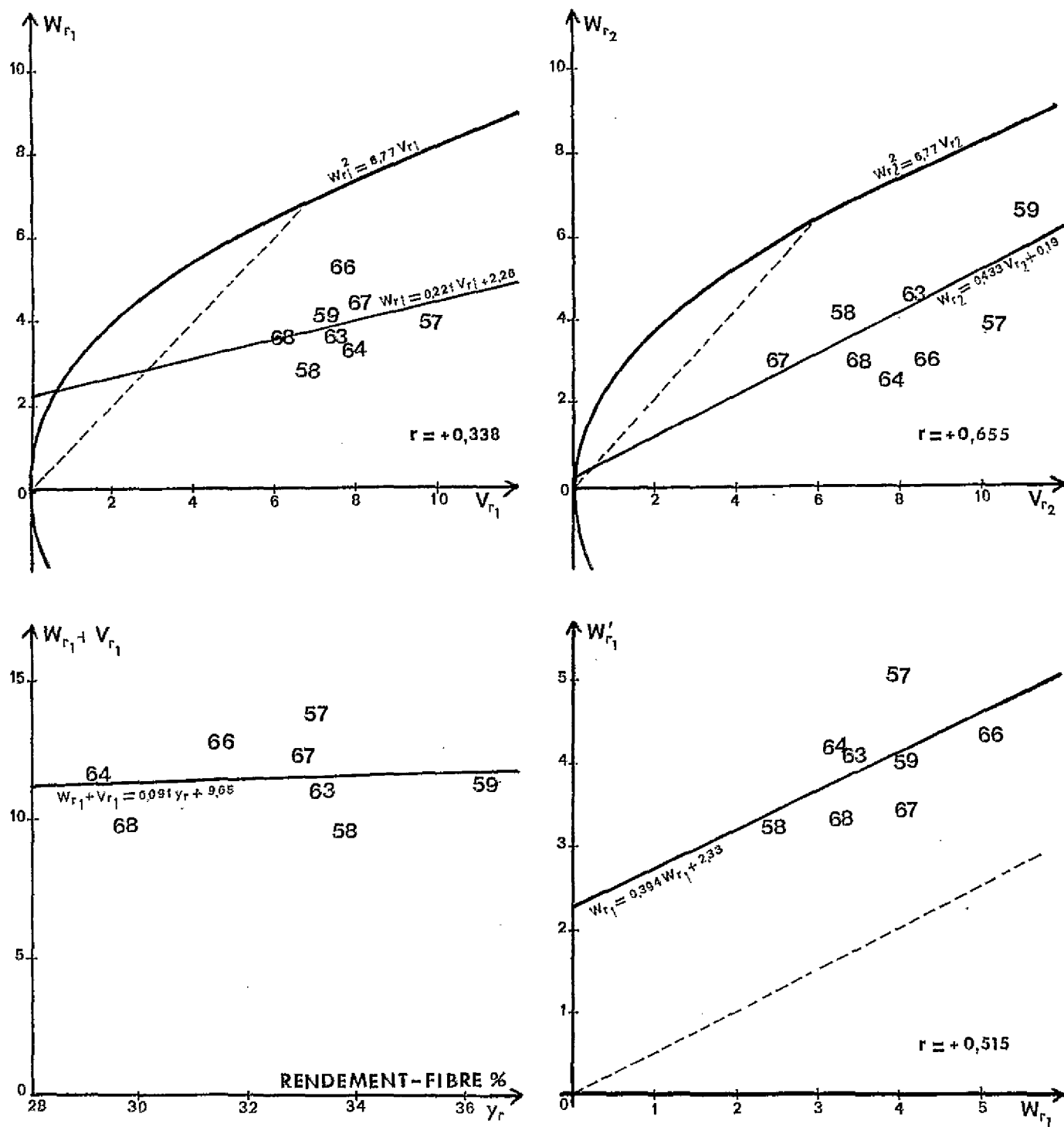


Fig. 5. — Analyse graphique du caractère rendement en fibre.

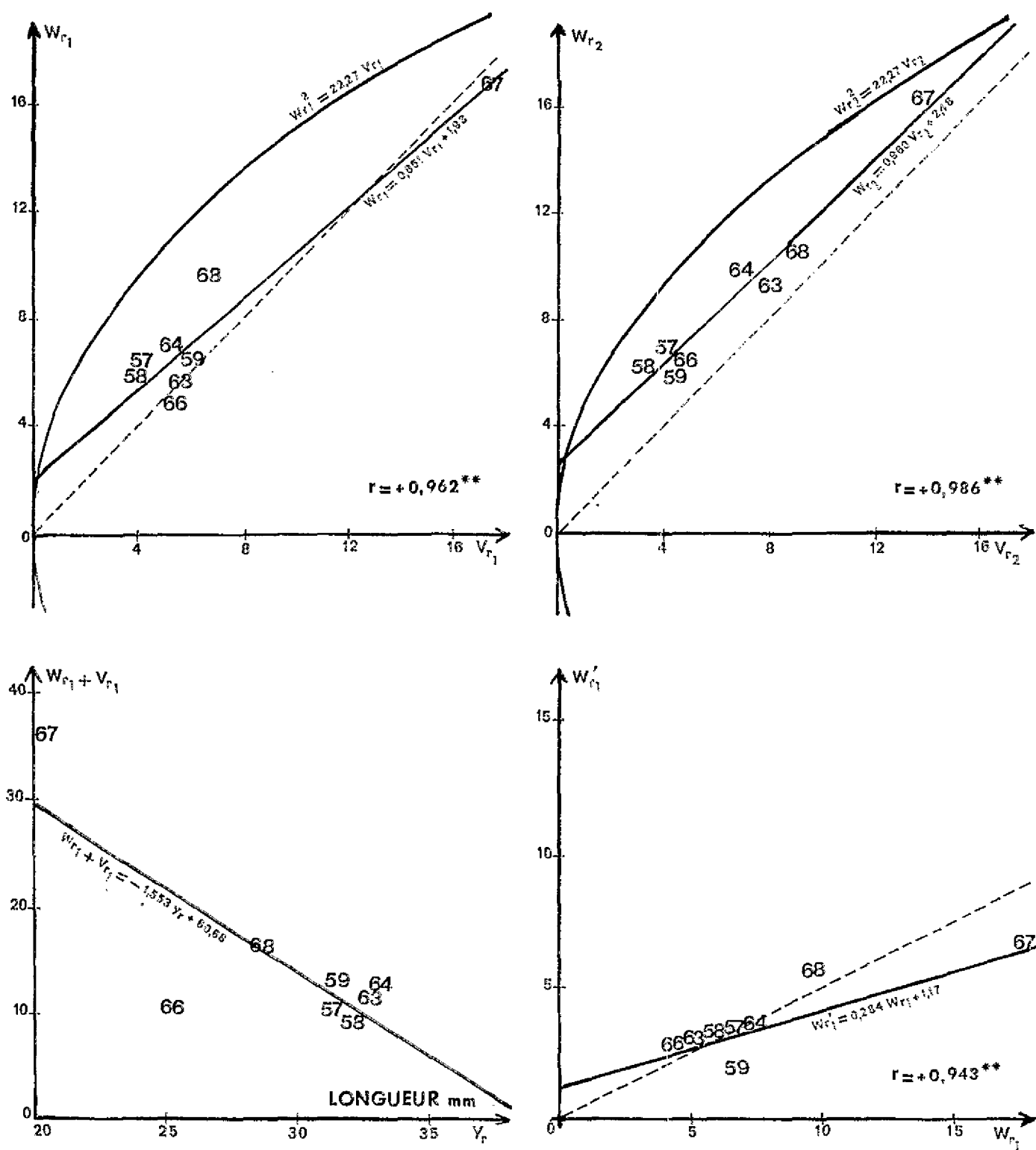


Fig. 6. — Analyse graphique du caractère longueur de la fibre.

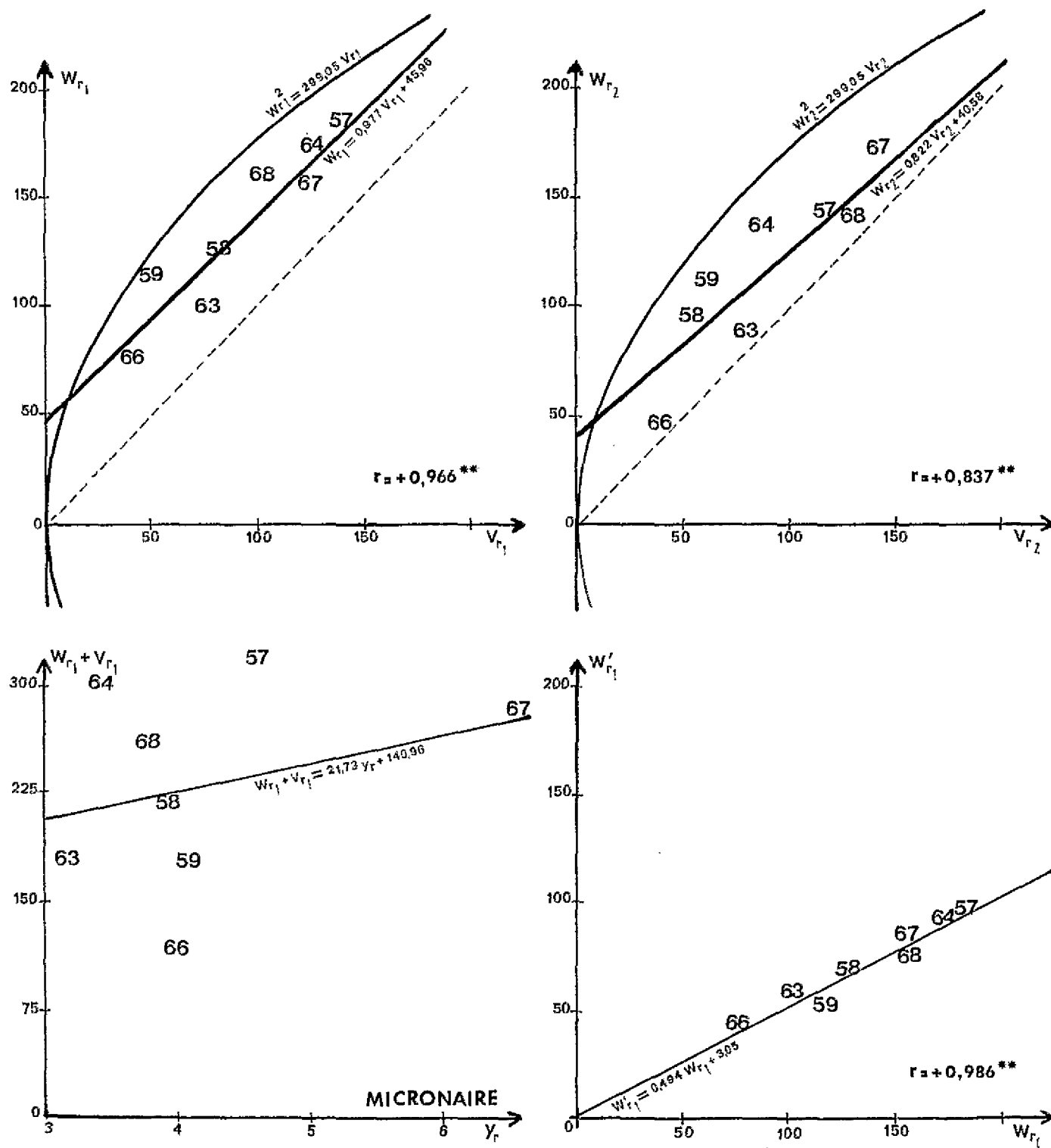


Fig. 7. — Analyse graphique du caractère microneuronal.

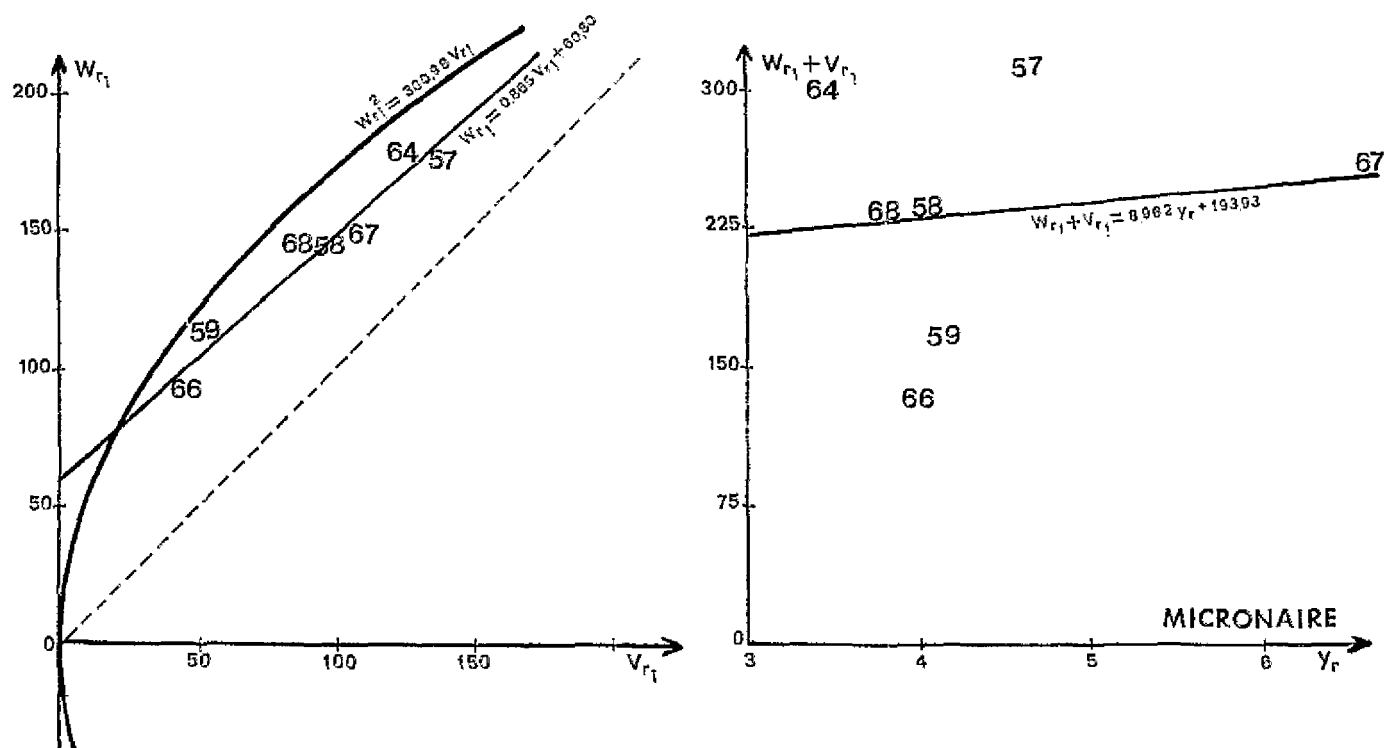


Fig. 8. — Analyse graphique du caractère microneur après exclusion de la lignée HB 63.

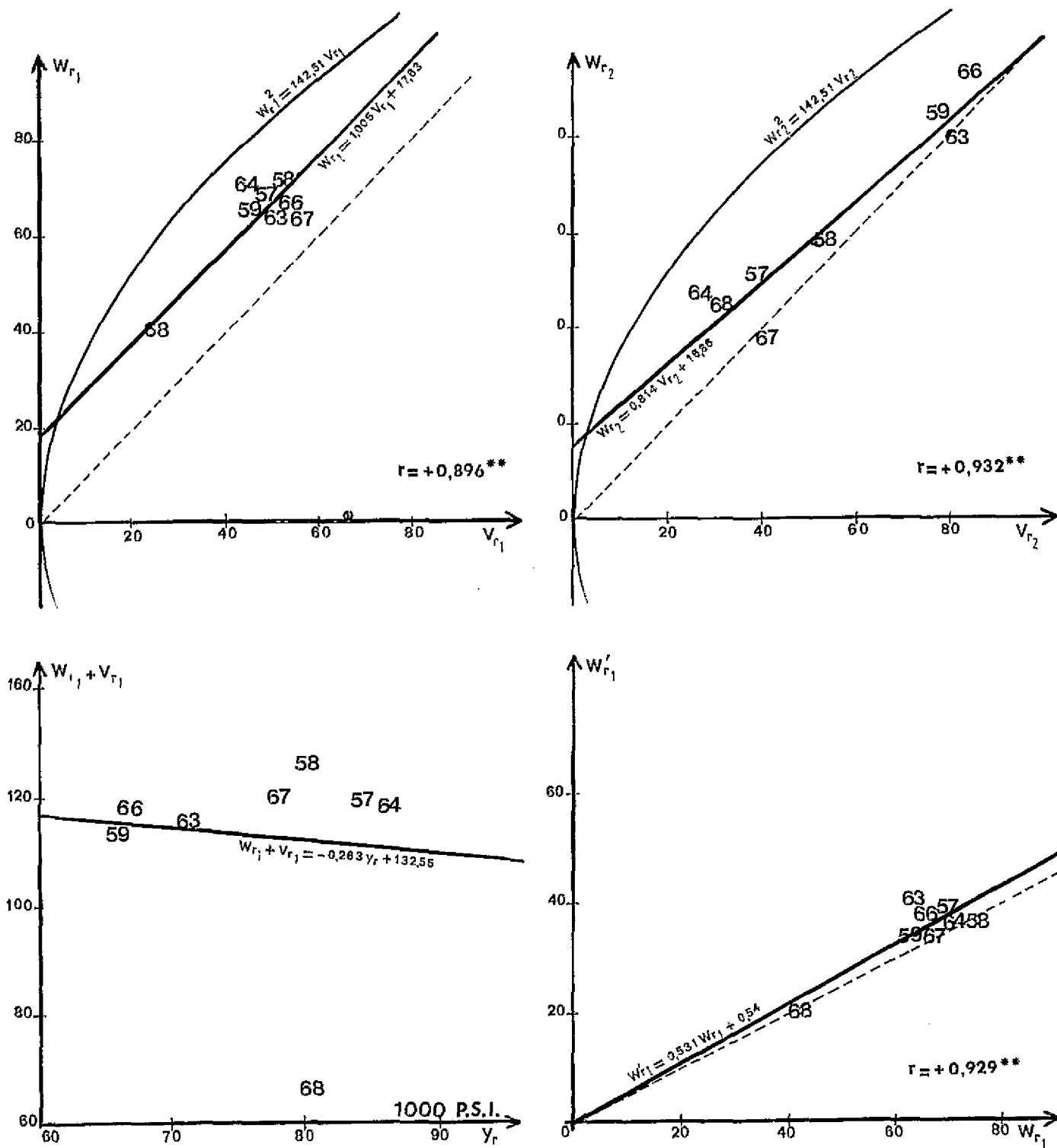


Fig. 9. — Analyse graphique du caractère ténacité de la fibre.

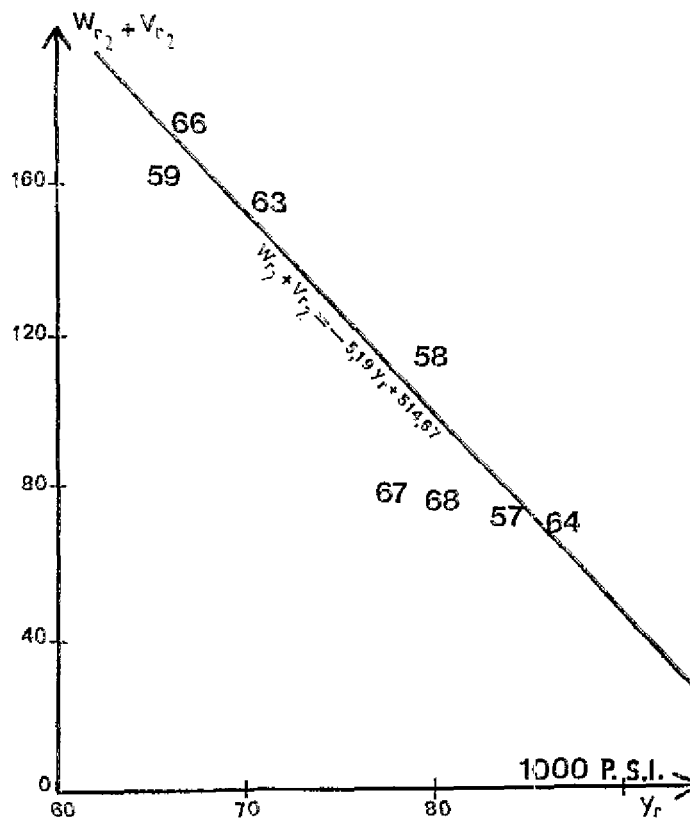


Fig. 10. — Représentation graphique de $W_{c2} + V_{c2}$ en fonction de y_r pour la ténacité de la fibre.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD R.W., 1956 a. — Biometrical approach to plant breeding. *Brookhaven Symp. in Biol.* 9, 69-88.
- ALLARD R.W., 1956 b. — Estimation of prepotency from lima bean diallel cross data. *Agron. J.*, 48, 537-543.
- ALLARD R.W., S.K. JAIN et P.L. WORKMAN, 1968. — The genetics of inbreeding populations. *Adv. Genet.* 14, 55-131.
- AL-RAWI K.M. et R.J. KOHEL, 1969. — Diallel analyses of yield and other agronomic characters in *Gossypium hirsutum* L. *Crop. Sci.*, 9, 779-783.
- AL-RAWI K.M. et R.J. KOHEL, 1970. — Gene action in the inheritance of fiber properties in intervarietal diallel crosses of Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 10, 82-85.
- BAKER J.L. et L.M. VERHALEN, 1973. — The inheritance of several agronomic and fiber properties among selected lines of Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 13, 444-450.
- CRUMPACKER D.W. et R.W. ALLARD, 1962. — A diallel cross analysis of heading date in wheat. *Hilgardia*, 32, 275-318.
- ENDRIZZI J.E., 1962. — The diploid-like cytological behaviour of tetraploid cotton. *Evolution*, 16, 325-329.
- HAYMAN B.I., 1954. — The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809.
- HAYMAN B.I., 1957. — Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, 42, 336-355.
- HAYMAN B.I., 1958. — The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics*, 43, 63-85.
- HAYMAN B.I., 1960. — The theory and analysis of diallel crosses. III. *Genetics*, 45, 155-172.
- JANA S., 1972. — Simulation of quantitative characters from qualitatively acting genes. II. Orthogonal subdivision of hereditary variance in two-locus genetic systems. *Theor. and appl. Genetics*, 42, 119-124.
- JANA S. et SEYFFERT, 1972. — Simulation of quantitative characters by genes with biochemically definable action. IV. The analysis of heritable variation by the diallel technique. *Theor. and appl. Genetics*, 42, 16-24.
- JINKS J.L., 1954. — The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica*. *Genetics*, 39, 767-788.
- KIMBER G., 1961. — Basis of the diploid-like behaviour of polyploid cotton. *Nature*, 19, 98-100.
- LEFORT P.L. et J. SCHWENDIMAN, 1974. — Etude d'un matériel d'origine triple-hybride *Gossypium hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*. III. Epistasie, hérédité des principales caractéristiques utiles. Conclusions générales. *Cot. Fib. trop.*, 29, 415-435.

- MARANI A., 1963. — Heterosis and combining ability for yield and components of yield in a diallel cross of two species of cotton. *Crop Sci.*, 3, 552-555.
- MATHER K., 1967. — Complementary and duplicate gene actions in biometrical genetics. *Heredity*, 22, 97-103.
- NELDER J.A., 1953. — Statistical models in biometrical genetics. *Heredity*, 7, 111-119.
- PANDEY K.K., 1974. — Elimination of heterozygosity and efficiency of genetic systems. *Theor. and appl. Genetics*, 4, 199-205.
- SCHWENDIMAN J., 1974 a. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - I - L'obtention de lignées stables ; la description et la comparaison de quelques lignées types. *Cot. Fib. trop.*, 29, 283-287.
- SCHWENDIMAN J., 1974 b. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - II - Les facteurs induisant des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 29, 289-295.
- SCHWENDIMAN J., 1974 c. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - III - Déterminisme génétique des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 29, 297-305.
- SCHWENDIMAN J., 1975 d. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - V - Séparation et importance relative des effets géniques pour le rendement en fibre et la longueur. *Cot. Fib. trop.*, 30, 185-194.
- SCHWENDIMAN J. et P.-L. LEFORT, 1974. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - IV - Corrélations entre caractères, hétérosis, effets d'inbreeding et aptitudes à la combinaison en croisement diallele. *Cot. Fib. trop.*, 29, 383-394.
- VERHALEN L.M. et J.C. MURRAY, 1969. — A diallel analysis of several fiber property traits in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). - II - *Crop Sci.*, 9, 311-315.
- VERHALEN L.M., W.C. MORRISON, B.A. AL-RAWI, K.C. FUN et J.C. MURRAY, 1971. — A diallel analysis of several agronomic traits in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop. Sci.*, 11, 92-96.
- WHITE T.G., 1966. — Diallel analyses of quantitatively inherited characters in *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 6, 253-255.
- WHITE T.G. et R.J. KOHEL, 1964. — A diallel analysis of agronomic characters in selected lines of cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 4, 254-257.

SUMMARY

Seven quantitative characters: height, number of capsules, seed-index, fiber yield, length, micronaire and fiber resistance (strength) were analysed by HAYMAN's method, using diallel crosses between 8 stable hybrid lines which were followed through to the F_2 generation.

The deviations observed with regard to the theoretical model are due to the presence of:

- multiple allelism for all the characters in which a test permitted its detection,
- linkage between genes which affect the heredity of a particular character, with the exception of seed-index. These linkages consist, in the majority of cases, of a group of genes with identical effects,
- very intense epistatic relationships in 3 characters: seed-index, fiber yield, and length. The parents exhibiting epistatic relationships being most likely to produce offspring where these are also present but with a sign that is generally the inverse of the parental deviation.

On account of the deficiencies of the hypothetical model and the complexity of the genetic functioning of the characters, the interpretation of the results was carried out using two complementary methods,

one graphical and the other statistical. A synthesis of genetic control is presented for each character which indicates heritability, factors causing deviation, average degree of dominance and the direction of this, an estimate (obviously imperfect) of the number of genes involved, the distribution of dominant and recessive alleles in the parental population, and the least common genotypes.

The discussion deals with the sensitivity of the W_r - V_r test in detecting conformity with the theoretical model, and with the importance, in the material considered, of factors causing deviations (multiple allelism, linkage, epistasis) in comparison with information already reported in the literature.

It ends with a comparison of the results from various diallele crosses usually involving varieties of *G. hirsutum* and our own observations.

It appears that in the material analysed here, which is derived interspecific hybridisation, the phenomenon of dominance and the epistatic relationships proper to certain characters take on an increased importance. The genetic control of these characters, which is also different, gives confirmation of the fact that the behaviour of these hybrid lines is above all due to their interspecific nature.

RESUMEN

Siete caracteres cuantitativos: altura, número de cápsulas, seed-index, rendimiento en fibra, longitud, micronario y resistencia de la fibra, han sido analizados según el método de HAYMAN, como consecuencia de cruces dialelos proseguidos hasta la genera-

ción F_2 y efectuados a partir de ocho razas híbridas estables. Con relación a las hipótesis del modelo, las desviaciones comprobadas han sido debidas a la presencia:

- de alelismo múltiple para todos los caracteres en los que un test ha ofrecido la posibilidad de detectarlo,
- de enlaces entre los genes que intervienen en la herencia de un carácter, con excepción del seed-index. Estos enlaces consisten en la mayor parte de los casos en una agrupación de genes a efectos idénticos,
- de relaciones epistáticas muy intensas en tres caracteres: seed-index, rendimiento en fibra y longitud. Los padres que muestran relaciones epistáticas significativas, son los más aptos para dar una descendencia en la que éstas se encuentren presentes, aunque generalmente de signo inverso con relación a las desviaciones parentales.

Teniendo en cuenta los defectos de las hipótesis comprobados y la complejidad del funcionamiento genético de las características, la interpretación de los resultados se ha hecho con ayuda de dos métodos complementarios, uno gráfico y otro estadístico. Se ha dado para cada carácter una síntesis de su control genético, que indica la herenciabilidad, los factores de desviaciones, el grado medio de dominancia y el

sentido de ésta, estimación evidentemente imperfecta del número de genes en cuestión, la repartición en la población parental de los alelos dominantes y recesivos, los genotipos menos corrientes.

La discusión se refiere a la sensibilidad del test W_r-V_r para detectar la conformidad con el modelo teórico, y a la importancia en nuestro material de los factores de desviaciones (alelismo múltiple, linkage, epistasia) comparado con lo que se conoce ya por la literatura.

Se termina por una confrontación entre los resultados de diversos cruces dialelos, efectuados generalmente a partir de variedades de *G. hirsutum* y nuestras propias observaciones.

Se ha puesto de manifiesto que en el material presentemente analizado, material que deriva de una hibridación interespecífica, los fenómenos de dominancia y también las relaciones epistáticas propias a ciertos caracteres, adquieren aquí una importancia creciente. El control genético de los caracteres, él también diferente, confirma que esas razas híbridas poseen un comportamiento que recuerda particularmente el contexto interespecífico.